第10卷 第4期　　动 物 学 研 究　　Vol. 10, No. 4
1989年11月　　ZOOLOGICAL RESEARCH　　Nov., 1989

亚洲高海拔锄足蟾的地理分布特点、起源与演化、分化中心的探讨

费 梁　叶昌媛

（中国科学院成都生物研究所）

摘 要

本文在探讨亚洲高海拔锄足蟾的属间分类的基础上，进一步对其齿蟾属*Oreolalax*和齿突蟾属*Scutiger*所隶的齿突蟾亚属*Scutiger*(*Scutiger*)、猫眼蟾亚属*Scutiger*(*Aelurophryne*)，共计29种的地理分布及其特点作了概括性的综述；并探讨了他们的起源和演化途径；横断山系地区可能是它们的主要分化中心和物种形成中心。

关键词：两栖纲，锄足蟾科，地理分布，起源和演化，分化中心，青藏高原

锄足蟾科 Pelobatidae所隶的角蟾亚科 Megophryinae现有60余种，分布于亚洲的东部和东南部，我国已知7属55种，主要分布于秦岭以南的地区，其中高海拔锄足蟾现有29种，包括齿蟾属*Oreolalax*的13种；齿突蟾属*Scutiger*共16种，其中齿突蟾亚属 *Scutiger*（*Scutiger*）10种和猫眼蟾亚属*Scutiger*（*Aelurophryne*）6种*；它们主要分布于青藏高原和四川盆地周缘山区及毗邻山区，几乎所有的种都是该地区的特有属种，而且以横断山中段和北段分布的物种尤为丰富，约占这些类群29种的4/5；它们的垂直分布主要在海拔1,500—4,200米，最高可达5,100米，是角蟾亚科中分布最高的类群。因此，研究高海拔锄足蟾的地理分布，起源与演化及其分化中心等不仅在学术上有较大的意义，而且可为青藏高原的抬升和形成与动物区系演变的研究提供有用的资料。

一、地理分布特点

亚洲高海拔锄足蟾现有29种，主要分布在青藏高原和四川盆周山区以及毗邻山区，大约在东经77°—110°，北纬24°—36°的范围内。该地区岭谷相间，相对海拔高差一般达1,000—2,000米，地形及气候十分复杂，植被类型多样。因此，高海拔锄足蟾在不同的生态环境里，有不同的类群，不同类群及其地理分布区各异。现将它们的分布特点分述如下：

本课题属于国家自然科学基金资助项目。

* 费梁等《亚洲高海拔锄足蟾的属间分类探讨》（待发表）。

本文1988年6月7日收到，同年11月17日修回。

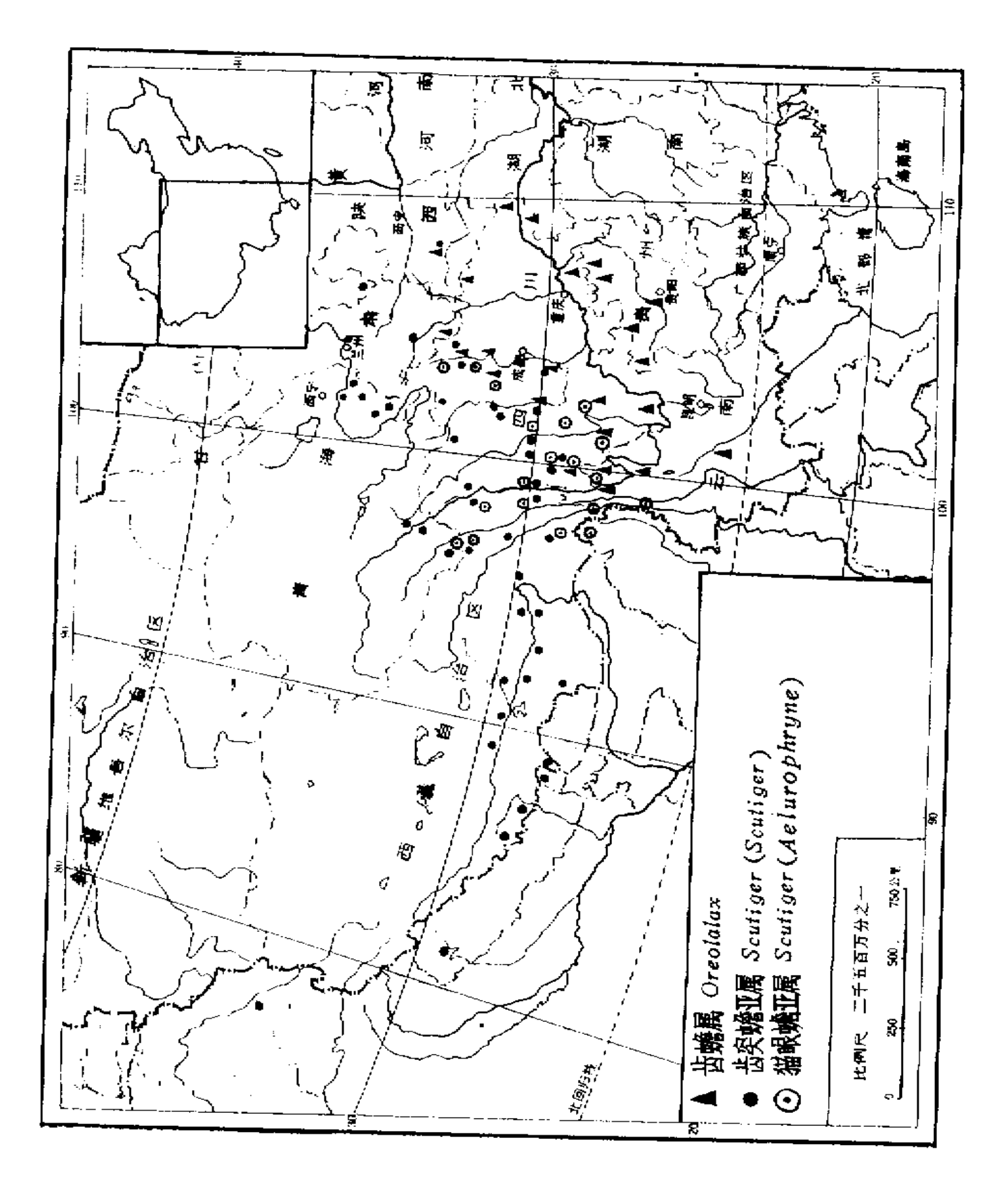


图1 亚洲高海拔锄足蟾各属地理分布

1.齿蟾属*Oreolalax*和齿突蟾属*Scutiger*各有不同的水平分布区：前者主要分布于横断山中段及四川盆地西缘山区，以及甘肃、陕西、湖北、贵州与四川毗邻的山区。齿突蟾属则分布于青藏高原地区，其中齿突蟾亚属*Scutiger*(*Scutiger*)分布甚广，西起克什米尔，沿喜马拉雅山脉，经横断山北段至宁夏六盘山，陕西宁陕地区是它的东部分布极限；猫眼蟾亚属*Scutiger*（*Aelurophryne*）仅见于横断山中段和北段（如图 1 所示）。

2.两属各有不同的垂直分布区：齿蟾属物种多分布在海拔1,500—3,000米的高山区，最高可达3,300米左右，最低为700米，而青藏高原地区缺如，属于高山类群。齿突蟾属多分布于海拔2,500—4,200米的高原高寒地区，其中齿突蟾亚属分布的海拔幅度较大，最高达5,100米，最低为2,000米左右；猫眼蟾亚属分布的海拔幅度较小，一般在2,000—4,200米之间，两亚属均为高原高寒类群。两属的共同特点是它们的地理分布随纬度向北推移其垂直分布有逐渐递减的趋势，如齿突蟾属物种在喜马拉雅山区和横断山中段其海拔为2,700—5,100米，在横断山北段为2,200—4,200米，在青海、甘肃、宁夏等地则为2,000—2,550米（见图 2）。

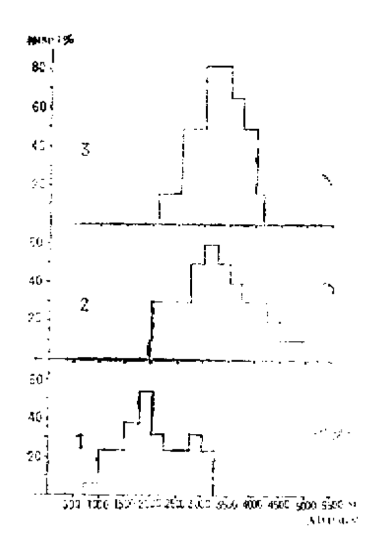


图2. 高海拔锄足蟾各属物种垂直分布频率

Fig. 2. Distributive frequency of species of high altitude pelobatid toads in different altitude

1.齿蟾属　*Oreolalax* 13 sp.

2.齿突蟾亚属　*Scutiger*(*Scutiger*) 10 sp.

3.猫眼蟾亚属　*Scutiger*(*Aelurophryne*) 6 sp.

3.青藏高原与四川西部山区的过渡地区，也是齿突蟾属和齿蟾属物种的分界地区和过渡地带，两属大致以龙门山、夹金山、折多山、贡嘎山一线为界。在以上山脉的西侧（或西北侧）只有齿突蟾属的物种分布；而在山脉的东侧则齿突蟾和齿蟾物种同时存在，但前者分布于高海拔区，后者分布于低海拔区，两属物种大致以海拔3,000米左右为界。由此可以说明，以上山区可能是齿蟾属物种向西扩散的屏障。

在横断山中段是猫眼蟾亚属与齿蟾属物种的分界地区，该地区山脉南北纵行，大约在北纬27.5°—29°地区为两属的过渡地带。两属某种物种在这一地区有同域分布（即同一海拔的同一生境中）；猫眼蟾亚属的物种一般沿山脊向南分布，最南可达云南中甸、贡山、碧江一带的高海拔区；齿蟾属的物种则沿河谷向北，并延伸到云南德钦（奔子栏）、四川乡城、稻城、木里一带。

4.齿突蟾属的两个亚属，均分布于青藏高原地区，但它们的分布区并不完全一致，栖息环境也不尽相同。齿突蟾亚属广布于青藏高原地区，而猫眼蟾亚属仅见于青藏高原东部的横断山区。在横断山区猫眼蟾亚属比齿突蟾亚属的分布偏南3度左右。两亚属的物种在横断山北段有同域分布情况；在同一地区内，一般齿突蟾亚属多分布于高海拔区，猫眼蟾亚属多分布于低海拔区。

5.高海拔锄足蟾虽然广布于我国西部高原和高山区，但是横断山地区的物种甚为集中，其中齿蟾属有12种，齿突蟾亚属5种，猫眼蟾亚属6种，共计多达23种，约占总种数29种的4/5，该地区不仅物种丰富，而且数量亦多。可见，横断山区可能是高海拔锄足蟾的分布中心。

6.在青藏高原地区内，齿突蟾属的物种分布于喜马拉雅山区和横断山区，而西藏高原北部和西部(这些地区的海拔一般为4,000—5,000米)尚未发现齿突蟾属物种的踪迹，也未见其他两栖类分布，其原因可能与青藏高原剧烈抬升，其生态环境发生巨变，不适宜两栖动物生存或受第四纪冰川侵袭有关。

7.在齿蟾属的分布地区内，多数种集中分布于横断山东侧的四川盆地西缘山区，其最低海拔记录为700米。而在四川盆地东部及大巴山、巫山、武陵山等地区物种甚少，特别是盆地内的广大地区未见齿蟾属物种的分布。其原因除自然历史因素之外，可能在某些地区还由于人类的长期生产活动频繁，其自然环境遭受破坏，致使这一孑遗动物——齿蟾，仅在某些高山地区残存下来。

二、起源与演化

锄足蟾科现有80种左右，目前，一般公认为两个亚科，其中锄足蟾亚科Pelobatinae主要分布于欧洲、西亚、北非、北美和墨西哥；角蟾亚科 Megophryinae 主要分布于亚洲东部和东南部，现有60余种，我国已知55种（亚种）。亚洲高海拔锄足蟾现有2属29种，主要分布于青藏高原和四川盆周山区及毗邻地区。在青藏高原地区，特别是海拔3,300米以上的高原区，只有齿突蟾属*Scutiger*，它是角蟾亚科唯一能够适应高原高寒生态环境的锄足蟾。

有关亚洲高海拔锄足蟾的起源与演化有以下两种设想：

（一）在喜马拉雅造山运动之前，原始齿蟾可能已广泛分布于东经77°—110°，北纬24°—36°的范围内。此后，由于高原的剧烈抬升，青藏高原地区的生态环境也相应地发生巨大变化，原始齿蟾在适应高原高寒环境的过程中逐渐演化成为现今具特化性状较多的齿突蟾两个亚属。而生活在横断山以东的原始齿蟾，由于该地区受造山运动影响较小，所在环境变化不大，其演化速度相对较慢，因而形成保留原始性状较多的齿蟾属。

（二）生活在青藏高原地区的原始齿蟾因不能适应高原的剧烈抬升引起的生态环境的巨变或因第四期冰川的影响而绝灭；但是，那些生活在横断山以东地区的原始齿蟾由于受造山运动和冰川的影响较小，其环境改变不大而得以保存和繁衍。在青藏高原基本

形成之后，由横断山东侧的齿蟾属物种向西扩散，逐渐适应高原高寒环境，并在高原地区分化形成特化性状较多的齿突蟾两个亚属。

根据青藏高原形成的地史资料和现今高海拔锄足蟾的地理分布分析，第一种设想具有较多的依据。因为，青藏高原地区和横断山以东山区在喜马拉雅造山运动中受其影响的程度各有不同，即前者巨大，后者相对较小。因此，不同地区的地形、气候、水文、植被等自然生境因素都相应地发生不同程度的变化。生态环境的改变，对赖以生存的动物来说是一个严峻的考验，特别是对迁徙能力和适应能力较弱的两栖动物来说更不例外。它们要么改变其形态和机能去适应环境的变化，要么迁徙到适宜生存的环境中去，否则将被淘汰。两栖动物由于对水域和潮湿环境的依赖性大，其迁徙能力又甚弱，因此，高山、深谷、沙漠、高温或高寒等自然条件往往可能是它们迁徙的天然屏障（当然在没有屏障的情况下，并不排除两栖动物的迁徙能力）。如果设想在青藏高原基本形成之后，齿突蟾是由现代齿蟾西迁演化而成，那么，生活在横断山东侧的齿蟾要翻越现今青藏高原地区的千山万水向西扩散到喜马拉雅山脉西部的克什米尔地区，这对两栖动物来说将是难以想象的。因此，在探讨亚洲高海拔锄足蟾的演化和形成时不可忽视这一因素。基于以上原因，可以认为，现今分布于青藏高原的齿突蟾可能由原分布在该地区的原始齿蟾直接演化而来，不太可能是横断山系东侧现代的齿蟾属向西扩散的结果。

根据上述分析，现今的齿蟾和齿突蟾可能共同起源于原始齿蟾。原始齿蟾发生分化的原因，可能因为受到喜马拉雅造山运动的影响，它们所在的生态环境发生了不同程度的变化。原始齿蟾在适应不同变迁的环境中，其形态和机能也相应地发生变化，生态环境改变愈大，其形态和机能的演化速度愈快，反之则慢。因此，原始齿蟾在青藏高原抬升过程中随环境的变迁而逐渐分化成为适应高山环境的齿蟾和适应高原高寒环境的齿突蟾。原始齿蟾在向齿突蟾属演化的过程中，可能又分为两支，一部份保留其陆生习性，成为以陆栖为主的齿突蟾亚属；另一部份则改变原有陆生习性向水栖习性方向发展，成为以水栖为主的猫眼蟾亚属。不难理解，猫眼蟾亚属的物种之所以具有较多的特化性状*，这是由于它们在演化过程中即要适应高原高寒环境，又要改变原有的陆生习性向水栖习性发展，生态环境改变愈大，它们的性状演变速度愈快，特化的程度愈高，产生的特化性状状态就愈多。齿突蟾亚属在演化过程中保留了陆生习性，其形态和机能仅受高原高寒环境的影响而变化，因此，其生态环境的变化相对比猫眼蟾亚属小，其性状状态的演变速度亦相对较慢，特化的程度较低，形成的特化性状也较少*。可见，亚洲高海拔锄足蟾的性状演变与它们的生态环境和生活习性均有密切关系；由此说明，生态环境和生活习性的改变则促进了亚洲高海拔锄足蟾的分化和形成。

三、分化中心的探讨

有关我国西部横断山系地区脊椎动物的区系及其形成早为国内外学者所关注。我国学者如郑作新（1962，1981，1982）、高耀亭、冯祚建（1964）、张荣祖（1979）等均

* 费梁等《亚洲高海拔锄足蟾的亲缘关系，分化与青藏高原形成的关系》（待发表）

有论述，认为横断山地区可能是物种的保存中心和形成中心。在两栖动物方面，刘承钊（1950：46）提出“四川和西康省两栖动物区系在不同类群中是明显丰富。西康高原、西康东部和四川西部山区是山溪鲵属 *Batrachuperus*，齿突蟾属 *Scutiger*，髭蟾属 *Vibrissaphora*，猫眼蟾属*Aelurophryne*，角蟾属*Megophrys*等一些种类……的分布中心，而且可能是起源中心。”刘承钊和胡淑琴（1961：99）又提出“我国西部高山区无尾类物种组成已比较清楚，主要特点在于锄足蟾科 pelobatidae 的物种已比其他地区多；其中短齿蟾（当时包括了齿蟾属*Oreolalax*和齿突蟾属*Scutiger* 的物种）的分布中心，目前可以确定就在这些山区。”刘、胡的以上论断，当时仅依据短齿蟾（*Scutiger*）成体 8 种，未定种名的蝌蚪 4 种；此外，还有猫眼蟾属 4 种的资料所作出的以上结论。现在，又经过近30年的深入调查，对分布于亚洲高海拔地区的锄足蟾有了较全面的了解，其物种已增加到29种之多，其水平分布和垂直分布已基本查清，生态资料亦较充实。目前，根据已掌握的资料说明，亚洲高海拔锄足蟾分为生活于高山地区的齿蟾属 *Oreolalax*，现有13种；生活于高原高寒地区的齿突蟾属 *Scutiger*，共有16种。后者又分为两个生态类群，即以陆栖习性为主的齿突蟾亚属*Scutiger*（*Scutiger*），已知10种；以水栖习性为主的猫眼蟾亚属*Scutiger*（*Aelurophryne*），已知 6 种。以上物种虽然广布于我国西部的高原区和高山区，但是，它们的绝大多数物种却集中分布在横断山中段或北段。大约在东经96°—104°，北纬24°—33°的窄长地区内分布有齿蟾属12种，占该属总种数的92.3%；齿突蟾亚属 5 种，占该亚属总种数的50%；猫眼蟾亚属 6 种，占该亚属总种数的100%。其总计达23种之多，约为高海拔锄足蟾29种的79.3%，其中仅见于这一地区的特有种多达18种，约占该地区23种的78.3%。根据以上事实可以确定横断山中段和北段可能是高海拔锄足蟾（即齿蟾属和齿突蟾属）的分化中心和形成中心。这一结果，不仅进一步说明刘（1950）、刘和胡（1961）的有关论断是正确的；而且从两栖动物方面与郑作新（1981：16）、张荣祖（1978：99）等认为：横断山脉地区可能是现代物种的分布中心和形成中心的见解相符合。关于高海拔锄足蟾之所以能在横断山区保存下来，并分化和形成，而且有大量的特有种存在，使这一地区的物种特别丰富。其原因正如张荣祖(1978：90)中提出：横断山脉复杂的垂直分带为动物提供多种生境，纵向平行的深切峡谷则是良好的相对隔离的环境，所有这些情况无论在冰期或间冰期中，对动物的保存和分化都是有利的，这可能就是横断山脉地区特有种较多和类群丰富的外在原因。

小　　结

1.亚洲高海拔锄足蟾分布于青藏高原南部和东部，四川盆地周缘山区及其毗邻地区；在西藏高原北部和西部以及四川盆地中部缺如。

2.齿蟾和齿突蟾的地理分布迥然不同，前者见于横断山以东高山区，主要分布于1,500—3,000(700—3,300)米之间，属高山类群；后者分布于青藏高原及其毗邻地区，主要分布于2,500—4,200(2,000—5,100)米之间，属高原高寒类群。两属以龙门山、夹金山、贡嘎山、横断山中段28°±1°为分界地区，在部分地区两属物种有同域分布。它们

的分布区向北推移，其垂直分布有递减趋势。

3.根据青藏高原形成和高海拔锄足蟾的地理分布分析，齿蟾属和齿突蟾属可能共同起源于原始齿蟾。高原的抬升，生态环境的巨变，致使原始齿蟾分化和形成适应高山环境的齿蟾和适应高原高寒环境的齿突蟾；后者又分化为以水栖为主的猫眼蟾亚属和以陆栖为主的齿突蟾亚属。

4.高海拔锄足蟾分布在横断山区的物种多达23种，占其总种数79.3%；其中局限分布于该地区的特有种有18种，占该区23种的78.3%，可见这些山区可能是高海拔锄足蟾的分化中心和物种形成中心。

参 考 文 献

四川省生物研究所　1977　中国两栖动物系统检索。1—93　科学出版社。

刘承钊、胡淑琴　1961　中国无尾两栖类。1—364　科学出版社。

刘承钊、胡淑琴、费梁　1979　中国锄足蟾科五个新种。动物分类学报　4（1）：83—92。

李吉均等　1979　青藏高原隆起的时代、幅度和形式的探讨。中国科学　6：608—616。

郑作新、张荣祖等　1981　青藏高原陆栖脊椎动物区系及其演变的探讨。北京自然博物馆研究报告 9：1—21。

张荣祖　1978　试论中国陆栖脊椎动物地理特征——以哺乳动物为主。地理学报　33（2）：85—101。

费梁、叶昌媛　1982　湖北省两栖动物地理分布特点，包括一新种。动物学报　28（3）：293—300。

费梁、叶昌媛　1986　横断山齿突蟾一新种。动物学报　32（1）：62—67。

费梁、叶昌媛　1987　青藏高原十二种锄足蟾（*Scutiger*）骨骼的比较研究。高原生物学集刊 7：155—170。

黄永昭　1985　宁夏锄足蟾科一新种——六盘齿突蟾。高原生物学集刊　4：77—81。

Dubois, A. 1974 Diagnoses de trois especes nouvelles d'amphibians du Nepal. Bull. Soc. Zool. France, 98: 495—497.

—— 1978 Une espece nouvelle de *Scutiger* Theobald, 1868, de l' Himalaya occidental (Anura, Pelobatidae). Senck. Biol. Frankfurt, 59(3/4): 163—171.

—— 1979 Une espece nouvelle de Scutiger (Amphibiens, Anoures) du nord de la Birmanie. Ann. Soc. Suisse Zool. Mus. Geneve, 86(3): 631—640.

—— 1980 Ⅳ. Classification generique *et* subgenerique des Pelobatidae Megophryinae. Bull. Soc. Linn. Lyon, 49(8): 469—482.

Liu, C. C. 1950 Amphibians of Western China. Fieldiana Zool. 2: 1—400.

GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION, ORIGIN AND EVOLUTION, AND CENTRE OF DIFFERENTIATION OF HIGH-ALTITUDE PELOBATID TOADS IN ASIA (AMPHIBIA: PELOBATIDAE)

Fei Liang Ye Changyuan

(Chengdu Institute of Biology, Academia Sinica)

High-altitude pelobatid toads include twenty-nine species, among them thirteen belong to *Oreolalax* and mainly appear endemically in eastern Hengduan mountains, whereas the other sixteen species are grouped into *Scutiger* and chiefly found in Qinghai -Xizang Plateau (Tibet). *Scutiger* includes two subgenera. The first is *Scutiger (Scutiger)* consisting of ten species and occurring in Himalayan areas and northern Hengduan mountains, seven of which exist in China while the other three in Burma, Nepal and Kashmir. And the second subgenus is *S.* (Aelurophryne) consisting of six species and mostly found in the middle and norhtern Hengduan mountains. Five species exist in China and the remaining one species in Burma. The geographical distribution of *Scutiger* and *Oreolalax* is divided roughly along Mt. Longmen, Mt. Gajin, Mt. Sheduo, Mt. Gongga and the line of about 28° N of the middle Hengduan mountains, and the distribution of the two genera overlaps in these regions.

The high-altitude pelobatid toads generally distribute in an area of 77° to 110° E and 24°—36° N. The species of this group are quite abundant in Hengduan mountain areas. In an area of 90° to 104° E and 24° to 33° N, twenty-three species have been found, making up about 79.3% of the total number of *Oreolalax* and *Scutiger*. And eighteen species are endemic, occupying 78.3% of 23 species in Hengduan mountain areas. Hence this area may be considered as the probalbe main place of origin and centre of differentiation and speciation of the high-altitude pelobatid toads in Asia.

Key words: Amphibia, Pelobatidae, Geographic distribution, Origin and evolution, Centre of differentiation, Qinghai-Tibet plateau